Rhododendron Ponticum L., fossil in den Nordalpen

von

Dr. Rich. R. v. Wettstein.

(Mit 1 Tafel und 1 Holzschnitt.)

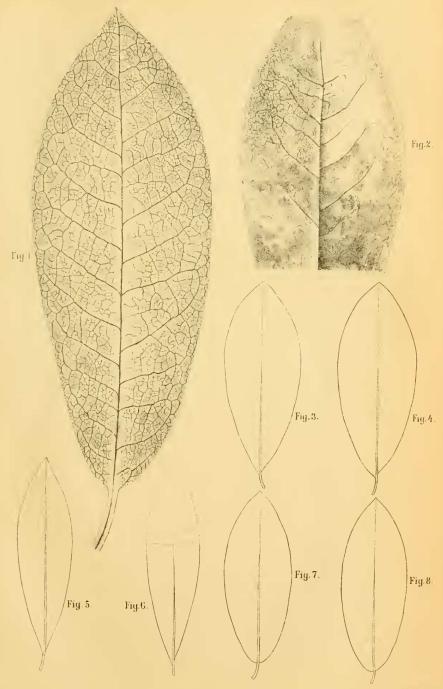
(Vorgelegt in der Sitzung am 5. Jänner 1888.)

Die fossile Flora der unter dem Namen der Höttinger Breccie bekannten Ablagerung am Thalgehänge nördlich von Innsbruck ist bereits mehrmals der Gegenstand von Untersuchungen geworden. ¹ Dieselben ergaben bedeutend von einander abweichende Resultate, so dass die Wichtigkeit der geologischen Deutung der erwähnten Ablagerung stets zu neuen Untersuchungen herausforderte.

Sobald es sich um Fossilien pflanzlicher Abkunft handelt, muss in erster Linie die Forderung genauester botanischer Untersuchung gestellt werden, und gerade die Verschiedenheit der Meinungen über die in Rede stehende Ablagerung erregte in mir den Wunsch, unbeeinflusst durch Überlegungen geologischer Natur an eine Untersuchung der Pflanzenreste zu schreiten. Eine solche wurde mir nicht nur dadurch ermöglicht, dass ich die Original-Exemplare früherer Beschreibungen in den Sammlungen des Innsbrucker Landesmuseums einsehen konnte, sondern ins-

¹ Vergl. Unger F. in Pichler, Beiträge zur Geognosie Tirols. Zeitschr. des Ferdinandeums III. Folge. 8. Heft, S. 168 (1859). — Etting shausen C. v., Über die fossile Flora der Höttinger Breccie in Sitzb. Akad. d. Wissensch. Wien. XC. Bd. I. Abth., S. 260 (1885). — Stur D., Beitrag z. Kenntn. der Flora des Kalktuffes und der Kalktuffbreccie von Hötting bei Innsbruck in Abh. geol. Reichsanst. XII. Bd., S. 31. (1886). — Jahrb. d. geol. Reichsanst. Bd. VIII, S. 367 u. 780. (1887). — Palla E., in Verh. geol. Reichsanst. 1887, Nr. 5. — Die andere den Gegenstand betreffende Literatur siehe bei Penek A. in Verhandl. geolog. Reichsanst. 1887, Nr. 5 S. 140 ff.

R. v. Wettstein. Rhododendron Ponticum fossil in den Nordalpen.



Ph. Lith Anat v. J Barth Wien.



besondere durch die Benützung eines reichen Materiales, das im Laufe des letzten Jahres vom botanischen Museum der Wiener Universität acquirirt wurde, sowie durch eigene Aufsammlungen die ich im September 1887 an Ort und Stelle vornahm, nachdem ich durch Sprengungen eine grössere Partie der Breccie loslösen liess.

Es erschien mir zunächst von grosser Wichtigkeit, eine zweifellose Bestimmung jener Pflanzenreste anzustreben, die als die bezeichnendsten angesehen werden können. Längere Zeit galt als Charakterpflanze der fossilen Höttinger Flora die von Stur (l. e. p. 36) als Chamaerops cf. Helvetica Heer bezeichnete monocotyle Pflanze, die jedoch nach den eingehenden Untersuchungen Palla's zweifellos keiner Palme, sondern einer in die Sammelgattung Cyperites zu stellenden Pflanze angehört. Bei der Unmöglichkeit einer genaueren Bestimmung verliert aber dieses Fossil an Bedeutung für die Feststellung des Charakters der Flora.

Jedem Betrachter der Funde aus der Höttinger Breceie muss dagegen als die häufigste und bezeichnendste Pflanze jene auffallen, die Stur als Actinodaphne Höttingensis (Ettingsh.) anführte, wesshalb ich mich auch zunächst der Bestimmung derselben zuwendete. Die bisher gewonnenen, vollkommen sicheren Resultate dieser Untersuchungen sollen in Folgendem Platz finden, während ich mir eine Mittheilung über eine kritische Betrachtung der übrigen Pflanzenreste vorbehalte.

Die ersten Bestimmungen der besprochenen Pflanze rühren von Unger her, der dieselbe zum Theil als Persea, zum Theil als Laurus, Laurinea und Quereus bezeichnete. Ettingshausen (1. c. p. 268) erklärte sie für eine Daphne, verwandt mit Daphne Laureola L. und nannte sie Daphne Höttingensis. Schon Unger sagte in seiner obcitirten Abhandlung bei Besprechung der als "Laurinea" bezeichneten Reste: Laurinea mit Actinodaphne molochina Nees in Ostindien ihrer quirligen Blätter wegen zu vergleichen" (1. c. p. 168), und Stur erklärte, dass dieselbe thatsächlich eine Actinodaphne sei, daher A. Höttingensis (Ettingsh.) Stur zu heissen habe.

Nach diesen mehrfachen Beschreibungen kann ich den allgemeinen Charakter der in Rede stehenden Pflanzenreste als bekannt voraussetzen, und verweise diesbezüglich insbesondere auf die ganz vorzüglichen photographischen Abbildungen, welche Stur (l. c. Taf. I) gibt, auch die zwölf Handstücke der Collection des botanischen Museums der Wiener Universität, sowie ein ganz prächtiges Stück im botanischen Cabinete der Universität Innsbruck zeigen die von Stur hervorgehobenen Merkmale, so dass es zweifellos ist, dass die Blätter von bedeutender Dicke, lederiger Consistenz (daher immergrün) und ungetheiltem Rande waren; besonders auffallend ist ein dicker auf der Unterseite stark hervortretender Primärnerv, der in einen kurzen Stiel übergeht.

Eine eingehende Untersuchung dieser Bätter ergab mit Sicherheit die vollständige Übereinstimmung der fossilen Pflanze mit dem recenten Rhododendron Ponticum L. ¹

Ich habe durch eingehenden Vergleich alle anderen überhaupt in Betracht kommenden dicotylen Familien ausgeschlossen, und wenn ich hier die Details der Untersuchungen, welche die absolute Unmöglichkeit der Zugehörigkeit zu einer derselben, wie zu den Laurineen, Daphnoideen etc. ergaben, nicht mittheile, so geschieht dies nur mit Rücksicht auf den Raum. Die Identität des fossilen und recenten Rhododendron Ponticum dürfte dagegen aus den nachfolgenden Beobachtungen hervorgehen.

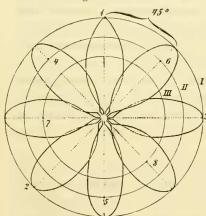
Unger (l. c. p. 168) und Stur (l. c. p. 39) heben die quirlige Stellung der Blätter der fossilen Pflanze hervor, die an den meisten Handstücken ersichtlich ist und nebenbei auch als ein Beweis dafür angesehen werden kann, dass diese Blätter lebend und nicht vom Stamme abgelöst in die Ablagerung kamen. Eine genaue Besichtigung zeigt dagegen, dass die Stellung der Blätter keine wirklich quirlige, sondern eine entschieden schraubige war, da sich die sternförmig gestellten Blätter immer zum kleinen

¹ Schon Penck, l. c. p. 147, bemerkt gelegentlich, dass einem, ihm bekannten Fachmanne die Ähnlichkeit mit *Rhododendron Ponticum* aufgefallen sei.

Theile decken (vergl. z. B. Stur, l. c. Taf. I, Fig. 2),¹ die scheinbar in derselben Ebene liegenden Blätter von sehr verschiedener Grösse sind, und endlich in geringer Höhe unter einem Blatte ein zweites folgt. (Conf. Stur, l. c. Taf. I, Fig. 7 und 8), was bei quirliger Blattstellung niemals vorkommt.

Wie schon aus den Ausführungen Stur's hervorgeht, waren nur die oberen Blätter eines Astes mehr minder horizontal ausgebreitet, die älteren herabgebogen, die jüngsten aufgerichtet.

Eine Betrachtung der Blattstellung an dem lebenden Rhododendron Ponticum zeigt und erklärt alle die besprochenen Verhältnisse. Die Blattstellung ist $^3/_8$, dabei sind alle Blätter einer Vegetationsperiode an dem oberen Theile des in derselben entstandenen Stammstückes gedrängt, so dass eine scheinbar quirlige Blattstellung zu Stande kommt. Theoretisch muss bei der genannten Blattstellung der von zwei Blättern, respective Blattmedianen eingeschlossene Winkel 45° betragen, wie dies die bei-



gefügte Abbildung erläutert.
Beleuchtungsverhältnisse bewirken natürlich eine Verschiedenheit in der Grösse

I dieser Winkel, doch nähert
sich der Mittelwerth zahlFreicher Messungen immer der
Zahl 45.

An drei Zweigen des recenten Rhododendron Ponticum fanden sich zwischen den Blättern folgende Winkel:

Nr.	Winkel	Mittel		
I III	45°, 49°, 50°, 45°, 40°, 42°, 39°, 45° 32°, 42°, 47°, 50°, 39°, 44°, 43°, 52° 49°, 47, 45°, 42°, 37°, 32°, 50°	44·3 43·6 43·1		

¹ Wenn ich einzelne Figuren der Abbildungen Stur's citire, so soll niemals damit gesagt sein, dass ich mich nur auf diese stütze, sondern immer lagen mir mehrere beweisende Exemplare vor.

An jenen Handstücken, welche die Blattstellung der fossilen Pflanze zeigten, fanden sich folgende Winkel:

Nr.	Bezeichnung des Stückes	Winkel
I	Collect. d. Wiener bot. Univ. Mus.	42°
II	dto.	36°
III	dto.	46°
IV	Stur, l. c. Taf. I. Fig. 2,	30 u. 46°
V	l. c. Taf. I, Fig. 7,	45°
VI	l. c. Taf. I, Fig. 8	35°
	Mittel	40°•

Die Vergleichung der beiden Tabellen zeigt nun zunächst nicht nur eine geradezu auffallende Übereinstimmung der Zahlen, sondern, was mir viel wichtiger erscheint, es beweisen die Zahlen der zweiten Tabelle, dass die Blattstellung der fossilen Pflanze (nachdem eine quirlige Blattstellung nach dem oben Gesagten ausgeschlossen erscheint) nur $^3/_8$ oder $^5/_8$ gewesen sein kann, da jede andere bedeutend verschiedene Winkel ergeben hätte.

Ebenso wie in der Blattstellung stimmt das fossile Rhododendron Ponticum mit dem recenten auch in der Blattrichtung überein, da bei diesem wie bei jenem die jüngsten Blätter aufrecht stehen, die älteren mehr horizontal abstehen, die ältesten zurückgeschlagen sind.

Ich gehe zum Vergleiche der Blattform über. (Vergl. Taf. I). In dieser Hinsicht sind die fossilen Blätter ziemlich variabel, es finden sich breit-eiförmig längliche Blätter (Persea Ung.), sowie schmälere, verkehrt eiförmig-lanzettliche, erstere sind häufig gegen die Spitze stumpf abgerundet und mit verschmälerter Basis rasch in den Blattstiel übergehend, letztere sind allmälig nach oben verjüngt und gehen ebenso mit verjüngter Basis allmälig in den Blattstiel über. Der Blattrand ist immer ganz, oft etwas zurückgerollt. Ganz gleiche Blattformen finden sich an dem heute lebenden Rhododendron Ponticum; auch hier kommen die beiden beschriebenen Blattformen vor.

Ebenso variabel, wie der Umriss des Blattes sind die Dimensionen. Das grösste fossile Blatt besitzt eine Länge von 16.5 cm

(nach Stur, l. c. S. 41 von 20 cm), eine Breite von 8 cm (nach Stur 6 cm); das kleinste bei einer Länge von 6 (nach Stur 9—10 cm) eine Breite von 2·5 cm. Die mittlere Länge beträgt 13, die mittlere Breite 4·3 cm. Auch an den Zweigen des recenten Rhododendron Ponticum sind die Blätter von verschiedener Länge; sehr kleine Blätter finden sich an der Basis der Äste (das kleinste beobachtete 5:2 cm), während unter der Blüthentraube die Blätter ansehnliche Dimensionen erreichen (die grössten von mir beobachteten 18:7). Aus Messungen von 43 Blättern ergibt sich ein Mittel von 12·5 cm für die Länge, von 4·2 cm für die Breite, welche Zahlen vollkommen mit den an den fossilen Blättern gefundenen übereinstimmen. Die Blattstiele der fossilen Pflanze zeigen eine Länge von 1—1·8 cm, jene der recenten von 0·8 bis 2·2 cm.

Von grösster Wichtigkeit für die Bestimmung des Blattes ist die Ausbildung des Strangnetzes. An allen Handstücken tritt der kräftige, dicke Primärstrang (Medianus) in den Blättern der fossilen Pflanze hervor. Derselbe theilt das Blatt in zwei symmetrische Hälften, durchläuft es allmälig sich verjüngend bis zur Spitze, tritt an der Blattunterseite als kräftiger Kiel hervor und erreicht an den grössten Blättern an der Basis eine Dicke von 2.5 mm. Ausserdem kommen secundäre, tertiäre und quaternäre Stränge zur Ausbildung, von denen die ersteren ausgesprochen schlingenläufig, die übrigen netzläufig sind.

Nur an wenigen Stücken ist die feinere Strangvertheilung zu beobachten; ich erwähne besonders das von Stur auf Taf. II, Fig. 2, abgebildete und das im Innsbrucker Universitäts-Cabinete befindliche. ¹ Ich habe diesbezüglich den Beobachtungen Stur's (l. e. p. 43) nichts beizufügen und verweise daher auf diese. Ein eingehender Vergleich der Strangvertheilung mit jener des recenten Rh. Ponticum zeigt eine vollständige Übereinstimmung bis in die kleinsten Einzelheiten. Die Art des Strangverlaufes ist genau dieselbe und dass auch die Dimensionen vollkommen übereinstimmen, mag aus den nachfolgenden Beöbachtungen

¹ Man vergleiche die auf Taf. I, Fig. 3, nach Stur dargestellte Strangvertheilung des fossilen Blattes mit jener des recenten, von der Fig. 1 eine Darstellung gibt. Fig. 1 wurde nach einer Photographie angefertigt, die ich der Güte meines Freundes F. v. Kerner verdanke.

hervorgehen, die sich insbesondere auf die Secundärstränge (Primärnerven Stur's, Secundärnerven Ettingshausen's) beziehen.

Die Entfernung der Abzweigungsstellen der einzelnen Secundärstränge ist sehr verschieden. An den mir zu Gebote stehenden Exemplaren der fossilen Blätter konnte ich 94 diesbezügliche Messungen ausführen, die eine durchschnittliche Entfernung von 11·7 mm ergaben. An dem von Stur auf Taf. I, Fig. 2, dargestellten Handstücke findet sich eine mittlere Distanz von 11·3 mm. An recenten Blättern führte ich 180 analoge Messungen aus, die eine mittlere Entfernung von 11·4 mm ergaben.

Ganz ähnliche Resultate ergaben Messungen der Winkel, welche die Secundärstränge mit den Primärsträngen einschliessen. Dieselben sind zumeist an der Blattbasis kleiner als an der Spitze, ohne dass sich eine Constanz in dieser Hinsicht bemerken liesse. Die grössten bei fossilen Blättern beobachteten Winkel betragen 62°, die kleinsten 40°, bei recenten Blättern finden sich Winkel von 39—64°. An 64 Beobachtungen an den ersteren ergab sich ein Durchschnittswerth von 55° (nach den Abbildungen Stur's von 53°), 112 Messungen an lebenden Blättern führten zu einem Mittel von 54·5, woraus sich die Übereinstimmung beider Pflanzen wohl wieder auf das Überzeugendste ergibt.

Die bisher angeführten Thatsachen führten zu dem Resultate, dass die Blätter der in der Höttinger Breccie häufigsten Pflanze vollkommen mit jenen des recenten Rh. Ponticum übereinstimmen, dagegen unmöglich in irgend einer anderen Pflanzenordnung systematisch untergebracht, geschweige denn mit irgend einer anderen heute lebenden Art identificirt werden können. Die anderen von derselben Pflanze fossil erhaltenen Theile sind nicht dazu angethan, irgend eine Entscheidung herbeizuführen; sie stimmen vollkommen mit den gleichwerthigen Theilen des Rh. Ponticum überein, ohne desshalb nur diesem angehören zu müssen.

Hieher gehören die häufig mit den Blättern zusammen vorkommenden Stammstücke und die von Stur aufgefundenen und auf Taf. I, Fig. 4 abgebildeten Hüllblätter. Über die von demselben l. c. p. 41 beschriebenen und auf Taf. I, Fig. 9 abgebildeten muthmasslichen Blüthentheile enthalte ich mich jedes Urtheiles,

da ich dieselben nicht untersuchte, solche Reste aber auch zahlreiche andere Deutungen zulassen, daher mehr minder werthlos sind.

Anschliessend mögen einige Bemerkungen hier Platz finden, die einerseits den Charakter der in der Höttinger Breccie fossil erhaltenen Flora kennzeichnen und anderseits die Bedeutung des Fundes für die Geschichte der Pflanzenwelt überhaupt andeuten sollen.

Die Verbreitung des recenten Rh. Ponticum bietet einige interessante Thatsachen. 1 Die Pflanze ist verbreitet in der Waldregion der pontischen Gebirge und des Kaukasus, und bewohnt ausser diesem grossen geschlossenen Verbreitungsgebiete ein Areale im südlichen Spanien 2 (Gebirge an der Strasse von Gibraltar, S. Morena, S. Monchik, Algarves). Die Erklärung dieser eigenthümlichen Verbreitung musste bisher bedeutende Schwierigkeiten bereiten, so dass Grisebach (Veget, d. Erde I, pag. 368) zu der Deutung Zuflucht nahm, dass man "für diese die Gärten zierende Pflanze eine Verpflanzung nach Spanien durch die Araber für wahrscheinlich halten möchte". De Candolle vermochte (l. c. p. 1020) die Erscheinung nur durch zwei gleich wenig berechtigte Annahmen zu erklären, entweder durch mehrmalige Entstehung der Art an getrennten Orten oder durch den Untergang von Landtheilen, die von der Pflanze einst im Zwischengebiete (Mittelmeer) bewohnt wurden.

Die Erscheinung, dass einerseits der südwestliche Theil Europas, anderseits Gebirge des fernen Orientes dieselben, in den dazwischen liegenden Gebirgen fehlenden Pflanzen beherbergen, gilt auch für einige andere Pflanzen; ich nenne nur Juniperus thurifera L., Geum heterocarpum Boiss., Garidella Nigellustrum L., Queria Hispanica Boiss., Mimartia montana Loeff., Hohenackeria bupleurifolia Fisch. et Mey., Callipettis cucullaria DC., Viscum cruciatum Lieb., Rochelia stellulata Reich., Anchusa Orientalis L., Myosotis refracta Boiss., Campanula fastigiata Desf. u. a.

¹ Vergl. De Cand., Géogr. botan. I, pag. 162, 198, und Taf. II.

 $^{^2}$ Rhododendron Baeticum ist nämlich zweifellos identisch mit Rh. Ponticum.

Die heutige Verbreitung des Rh. Ponticum, sowie wohl auch der genannten anderen Pflanzen wird ganz erklärlich durch den Nachweis desselben in der Höttinger Breccie. Wir sind auf Grund dieses Fundes vollkommen berechtigt, anzunehmen, dass zur Zeit der Ablagerung, respective Bildung der Breccie Rh. Ponticum in den Gebirgen Mitteleuropas verbreitet war und die heutigen Fundorte der Pflanze nur mehr als die letzten Reste des ehemaligen Verbreitungsbezirkes anzusehen sind.

Die Auffindung des Rh. Ponticum in der Höttinger Breccie gibt uns aber nicht nur das Recht zu dieser Annahme, sondern die Betrachtung der übrigen Pflanzenfunde bringt uns zu der Überzeugung, dass damals überhaupt an den Thalgehängen nördlich von Innsbruck in einer Seehöhe von 1100—1200 m und darüber eine von der heutigen Flora vollkommen abweichende sich fand, die ihr Analogon in der heutigen Flora der Waldregion der pontischen Gebirge bei 400—1900 Meereshöhe hat.

Nach K. Koch (Reise d. Russl. u. d. Kauk. p. 129) finden wir heute Rh. Ponticum daselbst in Gesellschaft von Arten der Gattungen Taxus, Ilex, Viburnum, Cornus, Rhamnus (Frangula), Carpinus, Fagus, Castanea, Populus, Smilax etc. Ähnliches ergibt sich aus den Angaben Fallmerayer's (Fragm. a. d. Orr. I. Ed., p. 104), der als Genossen des Rh. Ponticum folgende Pflanzen angibt: Corylus, Vitis, Ficus, Juglans, Pyrus, Cornus, Rhamnus, Mespilus, Acer, Platanus, Quercus Ilex, Ulmus, Fayus, Buxus u. s. w. Nach Grisebach (Veget. d. Erde I, pag. 341) herrschen in der Verbreitungszone des Rh. Ponticum Buchenwälder mit Coniferen (P. Orientalis L.), mit einigen Sträuchern der Oleanderund Rhamnus-Formation vor".

Wenn wir nun versuchen, aus den fossilen Resten die einstige Gesellschaft des Rh. Ponticum am Gehänge der Solsteinkette zu reconstruiren, so finden wir zweifellose Arten der Gattung Rhamuus (Ulmus Brannii Heer nach Unger, Rh. Frangula nach Ettingshausen, Actinodaphne Frangula nach Stur), Acer (A. Pseudo-Platanus L., nach Ettingshausen, A. trilobatum A. Br. nach Unger), Fagus (silvatica L. nach Unger), Viburnum (Lantana L. nach Ettingshausen), Ilex (glacialis Ettingsh.) Salix, Carpinus (von mir aufgefunden), ferner zwei Pinus-Arten (davon stimmt die eine mit P. Orientalis L. überein); also mit

Ausnahme von Salix, durchwegs Arten, die heute noch der Pflanzengenossenschaft des Rh. Ponticum angehören.

Nachstehende kleine Tabelle (vgl. Hahn, Handb. d. Klimat. p. 419 und 475 u. Temperaturverh. d. östl. Alp. in Sitzber. XCII, I, 1885) zeigt die Temperaturverhältnisse an Orten, die den heutigen Standorten des Rh. Ponticum zunächst liegen, im Vergleiche mit jenen von Innsbruck und jenen am Fundorte der Höttinger Breecie. Dieser Vergleich gibt auch eine Vorstellung der klimatischen Verhältnisse, die zur Zeit der Existenz des Rh. Ponticum in Nordtirol geherrscht haben müssen:

	Nördl, Breite Länge v. G.		Seehöhe	Temperatur in C.				
Ort				Jänner	April	Juli	October	Mittlere Jahres- temperatur
Trapezunt	41.1	39.45	23	6.8	12.2	24.3	15 ·5	18.5
Tiflis	41.43	44.47	430	0.5	11.8	24.3	12.6	14.0
Gibraltar	36.6	5.21	15	12.2	15.9	23.5	18.2	17.2
Innsbruck	47.16	11.24	574	-3.1	8.7	17.8	9.3	8.1
Südgehänge der Solsteinkette			1200	—5· 3	4.5	14.0	5+9	4.5

Auch die Schneeverhältnisse an dem heutigen Fundorte der Höttinger Breccie sind derart, dass sie beweisen, wie sehr sieh die klimatischen Verhältnisse seit der Zeit, in welcher Rh. Ponti cum hier wuchs, geändert haben müssen.

Nach F. v. Kerner (Unters. über die Schneegr. im Geb. d. mittl. Innth. in Denkschr. Wien. Ak. 1887) beträgt die Zahl der Schneetage 140 und reicht die schneefreie Zeit nur vom 3. Mai bis 21. October. Solche Schneeverhältnisse machen die Existenz einer Pflanze wie Rh. Ponticum unmöglich, die an ihren heutigen Standorten nirgends dauernder Schneebelastung ausgesetzt ist und in Folge dessen auch erst in Unter-Italien ohne Schutz während der Wintermonate in Gärten gedeiht und selbst in Orten mit